第40卷 第6期
2023年6月

干 旱 区 研 究
ARID ZONE RESEARCH

Vol. 40 No. 6
Jun. 2023

呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌网络特征

张颂安[1]，刘 轩[1]，赵珮杉[1]，高广磊[1,2,3]，张 英[1,3]，
丁国栋[1,2,3]，柳 叶[1]，任 悦[1]

（1. 北京林业大学水土保持学院，林业生态工程教育部工程研究中心，北京 100083；2. 宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站，宁夏 盐池 751500；3. 水土保持国家林业和草原局重点实验室，北京 100083）

摘 要：为揭示呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌相互关系，以呼伦贝尔沙地不同林龄樟子松人工林（25 a、34 a和43 a）为研究对象，以沙质草地为对照，采用分子生态网络分析法对不同土层（0~10 cm和10~20 cm）土壤细菌群落进行比较分析。结果表明：（1）从25 a到43 a，土壤细菌网络总边数增多，平均路径长度降低。土壤深度由0~10 cm到10~20 cm，人工林土壤细菌网络总边数减少，平均路径长度升高。与沙质草地相比，人工林土壤细菌网络总边数较少。（2）25 a人工林关键菌种隶属于嗜酸菌目（Acidimicrobiales）、*RB41*和MB-A2-108，34 a人工林关键菌种隶属于Gaiellales，43 a人工林关键菌种隶属于Gaiellales、*RB41*、Subgroup_7、Subgroup_6、和DA101_soil_group，草地关键菌种隶属于匿杆菌门（Latescibacteria）。（3）全氮、氨氮、微生物碳含量和脲酶酶活性对土壤细菌网络中具有高中介中心性的部分细菌有显著正相关影响（$P<0.05$）；转化酶和过氧化氢酶活性、土壤含水量以及速效磷含量对土壤细菌网络中具有高中介中心性的部分细菌有显著负相关影响（$P<0.05$）；土壤有机质对土壤细菌网络中具有高中介中心性的部分细菌既有显著正相关影响又有显著负相关影响（$P<0.05$）。樟子松人工林从25 a到43 a，土壤细菌网络愈加复杂和紧密，土壤深度由0~10 cm到10~20 cm，网络复杂性和紧密度降低；与草地相比，人工林土壤细菌网络复杂性较低。43 a人工林土壤细菌网络关键菌种类型数量最多。另外，土壤细菌网络受土壤有机质影响最大。研究结果有助于深入理解呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌群落，并为呼伦贝尔沙地樟子松人工林的可持续经营提供科技支撑。

关键词：土壤微生物；分子生态网络；林龄；土层；樟子松；呼伦贝尔沙地

土壤细菌是土壤微生物组的重要类群，也是陆地生态系统的重要组分[1]。土壤细菌驱动陆地生态系统物质循环和能量流动，在生态系统稳定、调节和修复方面发挥着不可替代的重要作用[2]。一般认为，气候、植被、土壤等环境因素是影响土壤细菌群落组成和功能动态的关键因子[3-5]。此外，土壤细菌间的相互关系与细菌群落结构也密不可分。研究表明，土壤细菌群落结构庞大，相互关系复杂，土壤细菌之间既有积极的协同作用，又有消极的拮抗作用，这些复杂的相互关系在细菌群落的塑造上发挥着重要作用，同时对维持生态系统功能和服务的影响也十分重要[5-7]。但是，由于传统土壤细菌相互关系识别和判定方法的局限性，使我们对于土壤细菌相互关系依然缺乏全面深入的了解。

分子生态网络分析是一种新兴的探索性数据分析方法，该方法基于随机矩阵理论，结合基因测序技术，将微生物间的交互作用以及微生物系统稳定性可视化。分子生态网络分析技术成为解析微生物间相互关系及其影响因素的重要手段[8-9]，该方法在阈值控制下可揭示微生物组中复杂的菌群关系以及鉴别关键菌种[10]。研究发现，中国北方森林较南方森林土壤微生物群落间关系更复杂[9]，南方红壤区马尾松林土壤微生物群落以负相关关系为主[10]，中国北方沙漠土壤细菌和真核生物相互作

收稿日期：2022-09-21； **修订日期**：2022-12-07
基金项目：内蒙古自治区科技计划项目（2022YFHH0131）；中央高校基本科研业务费项目（2021ZY47）
作者简介：张颂安（1997-），女，硕士研究生，主要研究方向为荒漠化防治. E-mail: zhangsongan@bjfu.edu.cn
通讯作者：高广磊. E-mail: gaoguanglei@bjfu.edu.cn

用，随着年平均降水量的增加而增强[3]。细菌网络内特定的相互作用可能增加或减少生物多样性[9-10]，也正是因为具有这些相互作用，细菌网络才可以更好的调度各种土壤细菌；当群落受到扰动时，细菌网络可以招募具有不同细菌组合的替代途径来实现特定功能，具有缓冲作用[5]。因此，分子生态网络分析是进一步解析土壤细菌之间相互作用及其影响因素的重要手段，也是揭示土壤细菌网络结构动态与生态过程和作用协同变化的重要途径。

樟子松（*Pinus sylvestris* var. *mongolica*）是我国北方风沙区防风固沙的重要树种[11]，土壤细菌间相互关系对樟子松林木生长和健康状态具有重要影响[6,12]，土壤细菌网络的"缓冲"作用，在樟子松林抵抗环境变化方面发挥着重要作用[5]。鉴于此，以呼伦贝尔沙地25年生、34年生和43年生樟子松人工林为研究对象（简称25 a、34 a和43 a），以临近地段沙质草地为对照，利用分子生态网络分析技术，揭示樟子松人工林土壤细菌网络结构特征及其影响因素，以期深入理解呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌相互关系，并为区域樟子松人工林可持续经营提供理论依据和科技支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古海拉尔樟子松国家森林公园（119°31′~119°43′E，49°05′~49°13′N），海拔606 m，属北温带大陆性半干旱气候。年均气温-0.3 ℃，年均降水量359.4 mm，年均蒸发量1148.5 mm，年均日照时数2559 h，无霜期121 d左右。研究区主要土壤类型为暗栗钙土地带风沙土，主要乔木植被有樟子松、蒙古栎（*Quercus mongolica*）、杨树（*Populus tomentosa*）、白桦（*Betula platyphylla*）等，主要草本植物有委陵菜（*Potentilla chinensis*）、针茅（*Stipa capillata*）、羊草（*Leymus chinensis*）、狗尾草（*Setaria viridis*）和地榆（*Sanguisorba officinalis*）等。

1.2 样品采集与处理

2018年7月，在内蒙古海拉尔樟子松国家森林公园选取无经营管理措施、林下植被相似的25 a、34 a和43 a樟子松人工林为研究对象，同时选取附近沙质草地作为对照。在不同林龄的樟子松人工林及沙质草地内分别随机布设50 m×50 m的样地（表1）。样地内进行每木检尺后每块樟子松人工林样地随机选取3株标准木，在树冠投影处采集土壤样品，采集深度为0~10 cm和10~20 cm；沙质草地样地随机选取3个取样点采集土壤样品，样品采集深度为0~10 cm和10~20 cm。每个取样点的同一土层随机采集3个样品后充分混合为1个样品，每份土壤样品约为500 g，共24份土壤样品。采样期间为防止土壤样品污染，取土钻和铁铲用75%酒精灭菌消毒。同时，分别用环刀和铝盒采集土壤样品，用于土壤含水量的测定。所有土壤样品置于4 ℃便携式保温箱保存，运回实验室后转入-80 ℃冰箱中保存。

1.3 土壤理化性质测定

采用烘干法测定土壤含水量（Soil Water Content，SWC）。其余土壤样品风干后过2 mm筛，用于土壤样品化学性质分析：采用靛酚蓝比色法测定全氮（Total Nitrogen，TN）和氨氮（Ammonia Nitrogen，AN），采用重铬酸钾稀释热法测定土壤有机质（Soil Organic Matter，SOM），采用钼锑抗比色法测定速效磷（Available Phosphorus，AP），采用高锰酸钾滴定法测定过氧化氢酶含量（Catalase Activity，CA），采用苯酚钠-次氯酸钠比色法测定脲酶活性（Soil Urease，SU），采用$Na_2S_2O_3$滴定法测定转化酶活性（Invertase Activity，IA），采用氯仿熏蒸法测定微生物碳（Microbial Carbon，MC）[13]。

1.4 土壤细菌的分子鉴定

使用PowerSoil DNA Isolation Kit试剂盒（MoBio

表1 呼伦贝尔沙地樟子松人工林样地概况

Tab. 1 Basic information of *P. sylvestris* plantations sample plots in the Hulunbuir Desert

样地编号	林龄/a	平均树高/m	平均胸径/cm	林分密度/(株·hm^{-2})	郁闭度	土壤类型
HLP25	25	12.16±1.21	15.24±2.79	1650	0.76	风沙土
HLP34	34	12.71±0.97	19.25±3.10	1650	0.84	风沙土
HLP43	43	13.52±1.24	23.59±3.28	1650	0.73	风沙土
HLG	-	-	-	-	0.75	风沙土

注：HL表示呼伦贝尔；G表示沙质草地；P表示人工林。下同。

Laboratories, Carlsbad, CA)对土壤细菌样品进行DNA抽提,完成基因组DNA抽提后,利用1%琼脂糖凝胶电泳检测抽提的基因组DNA。随后进行PCR扩增,扩增区域为16S rRNA基因V3-V4区;扩增引物序列为338F(5′CCTACGGGAGGCAGCAG-3′)、806R(5′-ATTACCGCGGCTGCTGG-3′);扩增条件为95 ℃预变性300 s,95 ℃变性45 s,55 ℃退火50 s,72 ℃延伸45 s,28个循环,土壤细菌样品分两层取样,每层土壤细菌样品做3次重复,将同一样品的DNA混合,作为每份土壤细菌样品的总DNA。将土壤细菌样品的PCR产物混合后使用2%琼脂糖凝胶电泳检测,使用AxyPrepDNA凝胶回收试剂盒(AXYGEN公司)切胶回收PCR产物,再用Tris-HCl缓冲液洗脱,最后使用2%琼脂糖电泳检测[4]。

Illumina Miseq文库构建之后进行Illumina Miseq上机测序,测序完成后使用Trimmomatic、FLASH、Pear、usearch软件对数据进行处理,基于Silva(Release128/132 http://www.arb-silva.de)、RDP(V16 http://rdp.cme.msu.edu/)和Greengene(Release13.5 http://greengenes.secondgenome.com/)数据库,采用RDP Classifier算法或blast、uclust consensus taxonomy assigner等方法对OTU代表序列进行比对分析,并对OTU聚类统计的相似水平控制在97%,得到分类群的生物信息[14]。测序数据NCBI登录号为PRJNA875585。

1.5 数据分析

筛选相对丰度大于5.00%的菌属,保留其中在每个样本中都出现的OTU,使用SPSS 24.0计算样品OTU的Pearson相关性与显著性值(r>0.6和P<0.05),之后使用RStudio计算Pearson相关系数矩阵[15]。使用RStudio“igraph”包将相关系数矩阵转化为网络文件并计算其总边数、总点数、平均聚类系数、平均路径长度、模块化、平均连通度、中介中心性等拓扑特征,同时计算模块内连通度(Zi)和模块间连通度(Pi)并进行网络节点的模块角色判别[16],包括模块中心点(module hubs)、网络中心点(network hubs)、连接节点(connectors)和外围节点(peripherals)。通常,Zi≥2.5或Pi≥0.62的节点被认为是关键物种(表2),其在模块间和各自的模块内起重要作用。使用Gephi 0.9.2将网络文件可视化并导出土壤细菌共现网络图,网络图中的每一个节点(node)代表一个OTU,连接节点之间的每条边(edge)代表各OTU之间的相关性,基于各OTU之间的相关性,形成相互联系的模块,并计算模块化(modularity)数值(模块化大于0.44时网络图有意义)。最后利用RStudio“igraph”包生成1000个节点和边数与共现网络相同的随机网络,计算拓扑参数,比较其与细菌共现网络的平均聚类系数,判别土壤细菌网络凝聚性是否有意义。

表2 网络节点的判别

Tab. 2 Discrimination of network nodes

网络节点	模块内连通度(Zi)	模块间连通度(Pi)
模块中心点	>2.5	<0.62
连接节点	<2.5	>0.62
网络中心点	>2.5	>0.62
外围节点	<2.5	<0.62

为了分析细菌生态网络与土壤因子的关系,选择樟子松人工林土壤细菌网络最具代表性的OTU(中介中心性>9000的OTU)与土壤因子建立网络关系。以中介中心性值与土壤因子进行Person相关性分析(r>0.6和P<0.05)并使用Gephi 0.9.2将土壤细菌与土壤因子互作图可视化,最后导出土壤细菌与土壤因子相互作用图。

2 结果与分析

2.1 樟子松人工林土壤细菌网络高连通性的拓扑性质

呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌群落经验网络模块化、平均路径长度和平均聚类系数明显高于随机网络,符合网络特征,可用于土壤细菌互作的研究(表3)。

樟子松人工林土壤细菌群落网络拓扑特征存在明显林龄差异(表3,图1)。从25 a到43 a,土壤细菌网络总边数、平均连通度增加,总结点数和平均路径长度降低;相比之下,草地土壤细菌网络总结点数和总边数多于人工林,但平均路径长度比人工林要短。总边数越多,网络愈加复杂[17];平均路径长度越低,网络愈加紧密。从25 a到43 a,樟子松人工林土壤细菌网络愈加复杂和紧密;与人工林相比,草地土壤细菌网络更加复杂和紧密。

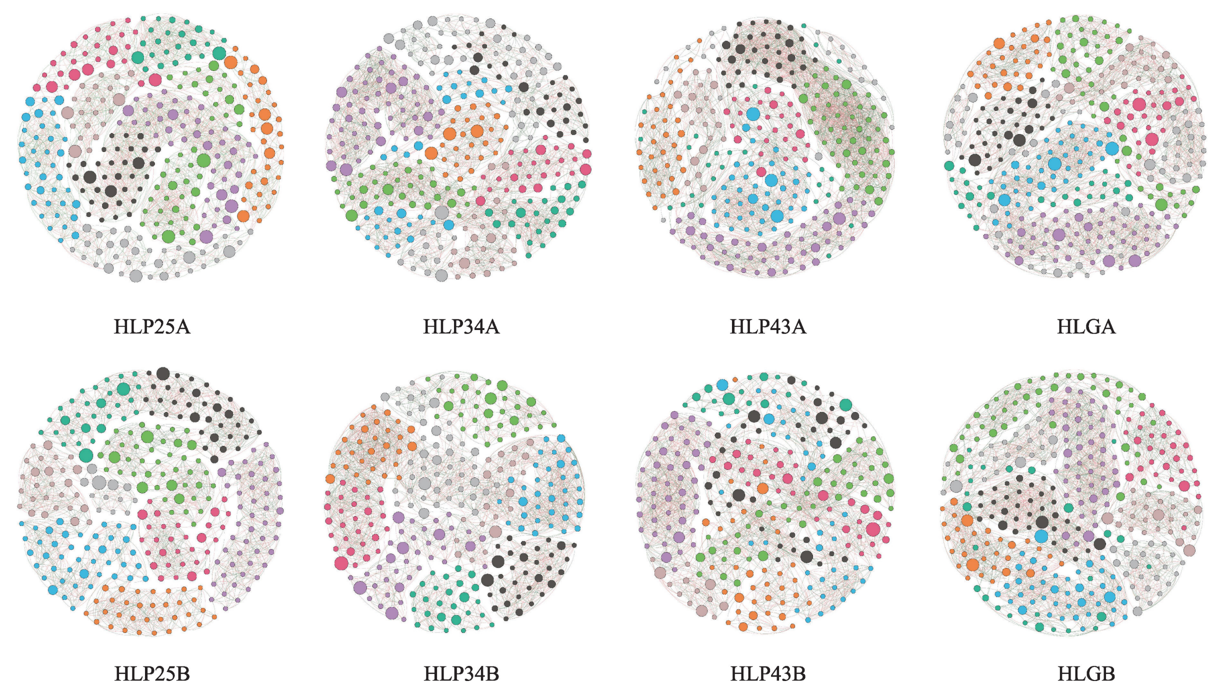
樟子松人工林土壤细菌群落网络拓扑特征存在明显土层差异(表3,图1),表层土壤细菌网络较下层总边数、平均连通度、正相关关系占比更高,平

表3 呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌网络拓扑特征

Tab. 3 Topological characteristics of soil bacterial network of *P. sylvestris* plantations in the Hulunbuir Desert

拓扑特征		HLP25A	HLP25B	HLP34A	HLP34B	HLP43A	HLP43B	HLGA	HLGB
经验网络	节点	306	304	307	292	300	268	330	325
	边	2395	2262	2483	2313	3072	2011	2689	2831
	平均连通度	15.65	14.88	16.18	15.84	20.48	15.01	16.30	17.42
	模块化	0.75	0.77	0.70	0.72	0.62	0.62	0.71	0.71
	平均路径长度	11.89	15.26	11.50	11.67	8.57	13.81	12.14	11.52
	平均聚类系数	0.75	0.74	0.75	0.75	0.76	0.74	0.74	0.75
	正相关/%	54.53	51.50	52.56	49.72	52.96	50.22	48.83	53.27
	负相关/%	45.47	48.50	47.44	50.28	47.04	49.78	51.17	46.73
随机网络	模块化	0.21	0.21	0.20	0.20	0.18	0.21	0.21	0.20
	平均路径长度	2.37	2.41	2.35	2.34	2.16	2.35	2.37	2.32
	平均聚类系数	0.05	0.05	0.06	0.05	0.07	0.05	0.05	0.05

注:A表示0~10 cm土层;B表示10~20 cm土层。下同。



注:A表示0~10 cm土层;B表示10~20 cm土层。图中不同节点的颜色表示模块不同;节点大小表示中介中心性大小;边的颜色表示正负相关性,绿色为正相关,红色为负相关。

图1 呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌共现网络

Fig. 1 Co-occurrence network of soil bacterial communities of *P. sylvestris* plantations in the Hulunbuir Desert

均路径长度更低。与之相反,草地表层土壤细菌网络较下层总边数、平均连通度、正相关关系占比更低,平均路径长度更高。土壤深度由0~10 cm到10~20 cm,人工林土壤细菌网络复杂性和紧密度降低;草地土壤细菌网络复杂性和紧密度增加。

2.2 樟子松土壤细菌网络的模块特性和关键菌种

樟子松人工林和草地土壤细菌共现网络外围节点占总节点的99%以上,未检测到模块中心点和网络中心点,共识别到11个连接节点。其中,人工林连接节点10个,分别隶属于MB-A2-108、Subgroup_6、嗜酸菌目(Acidimicrobiales)、Gaiellales、Subgroup_7、DA101_soil_group和*RB41*;草地连接节点1个,隶属于匿杆菌门(表4,图2)。

2.3 樟子松人工林土壤细菌网络的影响因素

呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤理化性质和酶活性波动性较强(表5)。从25 a到43 a,表层土壤

表4　呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌网络连接节点

Tab. 4　Connectors of soil bacterial network of *P. sylvestris* plantations in the Hulunbuir Desert

关键菌种	OTU	门	纲	目	科	属
HLP25A	OTU144	Actinobacteria	Acidimicrobiia	Acidimicrobiales	–	–
HLP25B	OTU182	Acidobacteria	Blastocatellia	Blastocatellales	Blastocatellaceae_Subgroup_4	*RB41*
	OTU291	Actinobacteria	MB-A2-108	–	–	–
HLP34A	OTU149	Actinobacteria	Thermoleophilia	Gaiellales	–	–
HLP34B	–	–	–	–	–	–
HLP43A	OTU66	Acidobacteria	Blastocatellia	Blastocatellales	Blastocatellaceae_Subgroup_4	*RB41*
	OTU677	Acidobacteria	Holophagae	Subgroup_7	–	–
	OTU319	Acidobacteria	Subgroup_6	–	–	–
	OTU556	Verrucomicrobia	Spartobacteria	Chthoniobacterales	DA101_soil_group	–
HLP43B	OTU152	Acidobacteria	Subgroup_6	–	–	–
	OTU3844	Acidobacteria	Thermoleophilia	Gaiellales	–	–
HLGA	–	–	–	–	–	–
HLGB	OTU718	Latescibacteria	–	–	–	–

全氮和有机质含量显著下降($P<0.05$),微生物碳含量先升高后降低($P<0.05$),过氧化氢酶和脲酶活性先降低后升高($P<0.05$)。沙质草地土壤全氮含量显著高于人工林($P<0.05$),脲酶活性显著低于人工林($P<0.05$)。从25 a到43 a,下层土壤全氮和微生物碳含量先上升后下降($P<0.05$),氨氮含量显著下降($P<0.05$)。沙质草地土壤转化酶活性显著高于人工林($P<0.05$)(表5)。

呼伦贝尔沙地土壤细菌网络中具有高中介中心性的部分菌种与土壤含水量、有机质、速效磷、氨氮、全氮、微生物碳、氧化氢酶、转化酶和脲酶显著相关($P<0.05$),其中土壤有机质影响最大(图3)。土壤有机质与微枝形杆菌属(*Microvirga*)的OTU235和*Burkholderia-Paraburkholderia*的OTU451呈显著正相关($P<0.05$),与*Gaiella*的OTU29和Acidobacteriaceae_Subgroup_1的OTU544呈显著负相关($P<0.05$);土壤含水量和转化酶与芽单胞菌科(Gemmatimonadaceae)的OTU145呈显著负相关($P<0.05$);全氮与*RB41*的OTU256呈显著正相关($P<0.05$);氨氮与Subgroup_6的OTU194和DA101_soil_group的OTU2222呈显著正相关($P<0.05$);速效磷与Acidobacteriaceae_Subgroup_1的OTU155和MB-A2-108的OTU432呈显著负相关($P<0.05$);过氧化氢酶与Subgroup_6的OTU12呈显著负相关($P<0.05$);脲酶与*Burkholderia-Paraburkholderia*的OTU451呈显著正相关($P<0.05$);微生物碳与*Roseiflexus*的OTU773呈显著正相关($P<0.05$)(图3)。

3　讨论

3.1　樟子松人工林土壤细菌网络结构的特征

呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌网络拓扑性质随林龄呈现动态变化。从25 a到43 a,土壤细菌虽然种类减少,但其网络愈加复杂和紧密。研究发现,平均路径长度越短,土壤细菌网络物种间物质循环、能量流动和信息传递的效率越高[10],说明当环境受到较大扰动时,人工林土壤细菌的响应速度从25 a到43 a变快,抗干扰能力变弱,细菌群落稳定性变弱[18]。这可能与樟子松人工林的衰老有关[19]。土壤细菌网络愈加复杂,细菌间联系频繁可能就是为了抵抗人工林衰老带来的负面影响。

与樟子松人工林相比,草地土壤细菌种类更为丰富、相互联系增多,使得其网络规模较大且更加复杂,这与前人研究结果一致[20]。这是因为樟子松根系可以通过分泌代谢物质招募对其生长有利的土壤细菌,排斥对其生长有害的土壤细菌,宿主效应种对土壤细菌进行筛选和过滤,使得人工林下土壤细菌多样性和复杂性降低[21]。另外,草地土壤细菌网络比人工林更加紧密,意味着草地细菌群落稳定性比人工林差,这与前人研究结果一致[22]。

呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌网络在不同土壤深度中的拓扑特征不同。随着土壤深度的增加人工林土壤细菌相互联系减少、平均路径长度增加,网络复杂性和紧密性降低,这与前人研究结果一致[23]。这是因为研究样地0~10 cm土层土壤

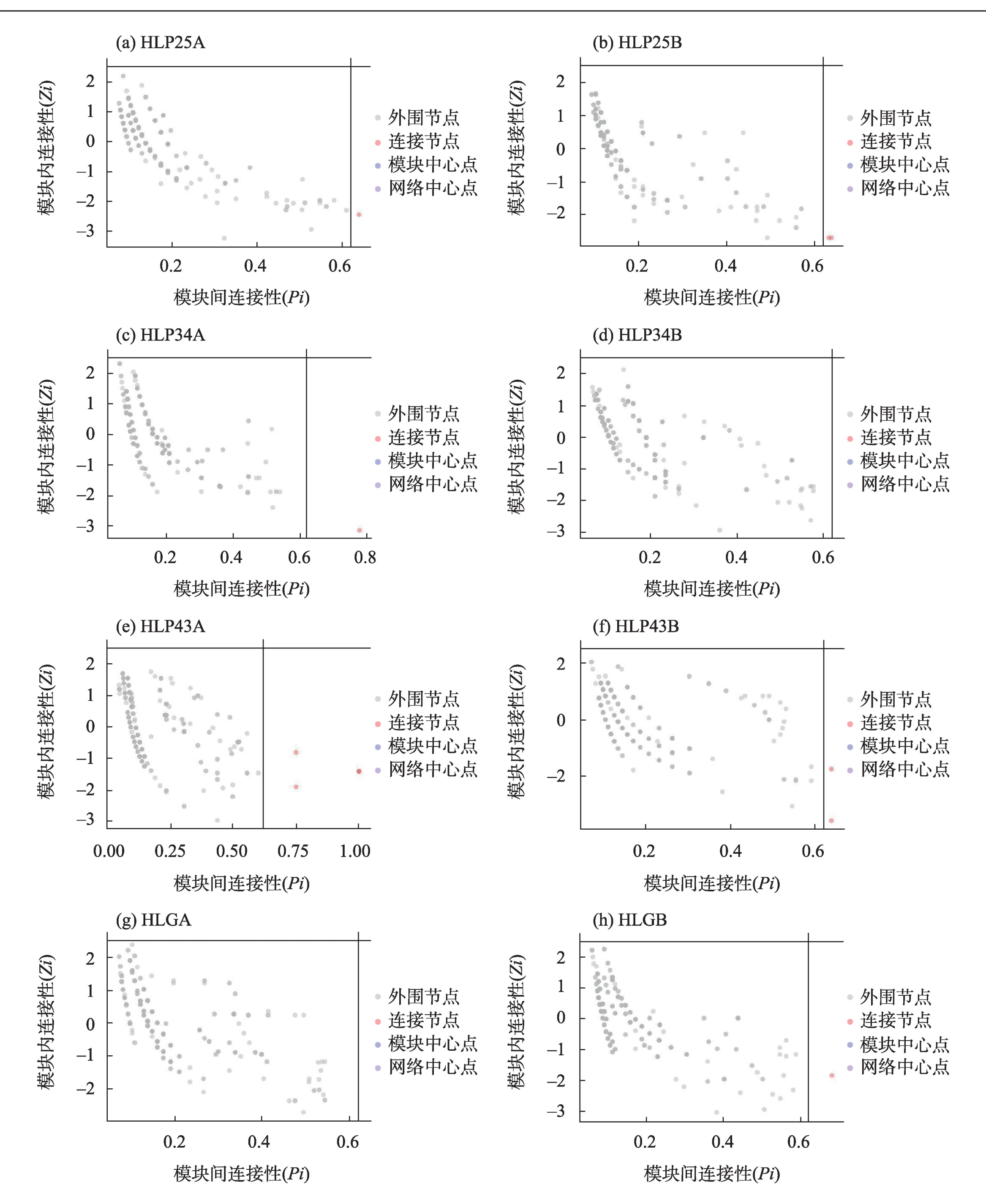


图2 呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌拓扑角色

Fig. 2 Soil bacterial topological roles of *P. sylvestris* plantations in the Hulunbuir Desert

细菌群落多样性指数要高于10~20 cm土层[4]，土壤细菌群落具有明显表聚性[24]。因此，相较于0~10 cm土层，10~20 cm土层土壤细菌数量少、迁移速率低，它们接触产生联系的机会变少，所形成的网络较疏松。同时，0~10 cm土层营养物质丰富、土壤孔隙较大、含氧量较高，这些环境因素适合土壤细菌的生长与交流[4]。另外，共现网络中正负相关性分别可表示菌群之间的协同作用和拮抗作用[18]。土壤细菌间协同作用有助于土壤细菌生存繁衍和合作分解枯落物[18]，虽然土壤深度由0~10 cm到10~20 cm，樟子松人工林土壤细菌间协同作用逐渐减弱，拮抗作用增强，但总体上还是协同作用占主导，这有助于土壤细菌群落更有效地分解枯落物并为樟子松的生长提供养分[25]。

3.2 樟子松人工林土壤细菌网络关键菌种生态功能

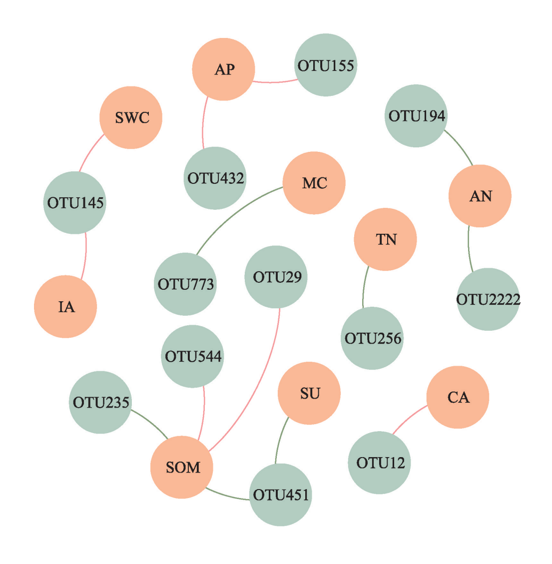
不同林龄土壤细菌网络关键菌种不同，存在物

表5 呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤理化性质与酶活性

Tab. 5 Soil physical and chemical properties and soil enzyme activities of *P. sylvestris* plantations in the Hulunbuir Desert

土壤因子	HLP25A	HLP25B	HLP34A	HLP34B	HLP43A	HLP43B	HLGA	HLGB
土壤含水量SWC/%	10.44±3.66a	5.77±1.39A	9.00±1.27a	6.66±0.78A	6.88±0.47b	5.81±2.08A	10.18±0.89a	7.69±1.35A
全氮TN/($g·kg^{-1}$)	0.82±0.01b	0.56±0.01C	0.77±0.01c	0.63±0.00A	0.51±0.03d	0.49±0.01D	0.93±0.02a	0.59±0.01B
土壤有机质SOM /($g·kg^{-1}$)	2.31±0.06a	1.90±0.05A	2.11±0.05b	1.82±0.02AB	1.71±0.12c	1.32±0.06C	2.01±0.08b	1.74±0.06B
氨氮AN/($mg·kg^{-1}$)	45.37±3.08ab	84.73±1.59A	43.30±2.19b	44.57±2.99B	50.06±3.36a	30.63±5.17C	49.82±3.67a	44.12±0.57B
速效磷AP/($g·kg^{-1}$)	3.87±0.31a	3.35±0.51A	6.11±1.44a	4.93±0.30A	5.40±1.96a	5.07±0.84A	4.13±0.65a	3.28±1.86A
过氧化氢酶CA/($U·g^{-1}$)	938.76±31.28b	545.09±528.63AB	132.00±38.11c	172.64±7.02B	997.95±4.60a	921.19±29.80A	992.65±22.58a	884.29±25.03A
转化酶IA/($U·g^{-1}$)	70.92±6.00c	41.24±2.36B	69.63±1.11c	41.64±7.94B	97.93±3.00a	48.94±6.24B	81.17±4.79b	74.61±8.92A
脲酶SU/($U·g^{-1}$)	635.42±35.36a	213.98±68.25A	396.04±43.47c	251.52±20.26A	511.12±26.12b	223.20±162.05A	155.32±28.05d	258.03±26.61A
微生物碳MC /($mg·kg^{-1}$)	21.58±12.89c	18.52±14.02B	73.09±1.78a	44.89±2.15A	14.32±1.74c	11.60±3.30B	59.32±4.63b	51.75±1.16A

注：不同小写、大写字母分别表示0~10 cm和10~20 cm土层不同样地土壤细菌相对丰度差异显著($P<0.05$)。



注：边的颜色表示正负相关性，绿色为正相关，红色为负相关。

图3 呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌与土壤因子网络关系

Fig. 3 Network of soil bacterial and soil factors of *P. sylvestris* plantations in the Hulunbuir Desert

种角色转化现象。不同林龄阶段的土壤细菌网络关键菌种存在差异原因可能是土壤生境改变以及宿主根系分泌物招募策略变化导致群落网络构建的动态变化。25 a和34 a人工林关键菌种类型较少且多隶属于放线菌门，隶属于*RB41*、MB-A2-108、Gaiellales和嗜酸菌目的部分细菌在樟子松与土壤碳氮磷交流中发挥重要作用[26-30]。其中隶属于嗜酸菌目的细菌能够将植物天然产生的腈分解为羧酸盐和铵最后以碳源和氮源的形式被微生物和植物利用[28]。这可能是因为25 a和34 a人工林分别处于中林龄和近熟林阶段，人工林与土壤细菌间养分交流密切，有利于促进植物生长[31]。43 a人工林关键菌种类型最多，主要隶属于酸杆菌门，除隶属于Gaiellales和*RB41*的OTU外，43 a人工林关键菌种还检测出隶属于Subgroup_6、Subgroup_7、和DA101_soil_group的OTU。43 a人工林处于成熟林阶段，养分归还成为重要生态过程，隶属于酸杆菌门的关键菌种在植物纤维素的分解上扮演着重要角色[32]。另外，有研究表明DA101_soil_group是干旱草地的优势菌种并且干旱胁迫会导致Subgroup_7菌的富集[33-34]。

不同植被土壤细菌网络关键菌种类型存在差异。人工林土壤细菌网络关键菌种在类型上优于草地。关键菌种类型越多，网络稳定性越高[35]。从关键菌种角度出发，人工林网络稳定性高于草地，这与本文研究结论一致。草地土壤细菌网络关键菌种隶属于匿杆菌门，匿杆菌门细菌普遍存在腐生的生活方式，且偏好厌氧和富营养化的栖息地[36]。这说明草地土壤含氧量和孔隙度可能要低于人工林。

3.3 土壤因子对土壤细菌网络的调控作用

土壤理化性质是呼伦贝尔沙地土壤细菌群落的驱动因素之一。其主要受土壤有机质调控。研究表明，植被很大程度上影响土壤性质，尤其是土壤碳含量[11]。有机质作为土壤养分库的重要组成部分，与不同土壤细菌呈现不同的相关关系[37]，是影响土壤细菌群落结构的主要因素[12]，这与本研究

结果一致。土壤有机质的增加和减少都可刺激土壤细菌的生命活动,土壤细菌通过一系列的生理反应影响着植物对氮和磷的吸收和利用,土壤有机质的供应对森林的生长发育至关重要[38]。随林龄增长,樟子松吸收和固定碳的能力、枯落物养分归还碳的能力有着显著差异[11],土壤细菌群落主要从土壤有机质分解中获得碳源和能量,其活性主要受土壤碳含量和分解过程中微生物碳含量的影响,土壤细菌群落在樟子松林生长的每个阶段都在通过调整群落内部细菌活性来适应变化的环境[39]。在此过程中,部分土壤细菌会断开或是重新建立与其他细菌的联系,这是一种更好的生存策略[40]。速效磷含量的变化显著影响在土壤细菌网络中发挥重要功能的某些菌种的同时[25],氨氮和全氮对土壤细菌网络也具有正向调控作用,这是因为氮、磷元素既是陆地生态系统最主要的限制性营养元素又是能够影响土壤细菌群落代谢活性的重要元素[11,41]。土壤碳氮磷元素的循环是樟子松林生态系统物质循环的重要组成部分,土壤碳氮磷元素含量的变化可使土壤细菌互作种类发生变化(如拮抗和协同作用的转变),从而改变土壤细菌网络复杂性[25,37,42]。另外,氨氮和有机质含量变化对微生物碳含量有重要影响[43],微生物碳可反映土壤生物活性,也是土壤细菌网络的支撑基础。全氮、氨氮和速效磷分别与隶属于*RB41*、Subgroup_6和MB-A2-108的细菌有显著相关性($P<0.05$),而这些细菌的分类水平与关键菌种的分类水平有重叠,他们可能有着相同或类似的生态作用。当外界环境发生扰动时,土壤细菌网络可以招募这些细菌代替关键菌种发挥特定生态功能,以此来达到缓冲作用[5]。

酶也是呼伦贝尔沙地土壤细菌群落的驱动因素之一。土壤细菌群落调控因子的多样性预示着呼伦贝尔沙地生态平衡不易被打破[37]。随着沙地土壤养分的变化,细菌代谢途径也变得多样。细菌可分泌多种酶来降解这些复杂多样的营养物质[43]。本研究指出脲酶、过氧化氢酶和转化酶是呼伦贝尔沙地物质循环中不可或缺的重要酶种,扮演着重要角色。呼伦贝尔沙地降雨集中在夏秋季,降雨量的增加使得脲酶活性增加[44],这使得土壤细菌网络中与脲酶联系密切的部分细菌更加活跃,土壤细菌在脲酶催化作用下能够更高效的分解枯落物[44],而枯落物的分解能够显著提高土壤过氧化氢酶活性,这又使得土壤细菌网络中与过氧化氢酶联系密切的部分细菌更加活跃,过氧化氢酶能酶促过氧化氢分解为水和氧,从而解除过氧化氢对植物的毒害作用[44-45],另外,枯落物分解过程中转化酶在葡萄糖转化上有着突出贡献[46]。土壤酶活性的提高有利于使更多土壤细菌通过网络产生联系,共同参与樟子松林物质能量转化过程。

4 结 论

(1) 从25 a到43 a,呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌网络愈加复杂和紧密,但土壤细菌群落对环境扰动的敏感性增加,43 a人工林最易受到影响。土壤深度从0~10 cm到10~20 cm,人工林土壤细菌网络复杂性和紧密度降低,土壤细菌群落对环境扰动的敏感性下降;草地土壤细菌网络愈加复杂和紧密,土壤细菌群落对环境扰动的敏感性增加。与草地相比,人工林土壤细菌网络复杂性较低。

(2) 呼伦贝尔沙地不同林龄樟子松人工林土壤细菌网络关键菌种类型存在差异。25 a、34 a和43 a分别识别出3种、1种、6种不同类型的关键菌种,其中隶属于酸杆菌门的关键菌种数量最多。草地关键菌种识别出1种,隶属于匿杆菌门。

(3) 呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌网络受土壤含水量、速效磷、有机质、全氮、氨氮、微生物碳、脲酶、转化酶和过氧化氢酶等土壤理化性质和酶活性驱动,且土壤有机质对土壤细菌网络中具有高中介中心性的细菌影响最大。

参考文献(References):

[1] Bardgett R D, Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning[J]. Nature, 2014, 515(7528): 505-511.

[2] Fierer N. Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome[J]. Nature Reviews Microbiology, 2017, 15 (10): 579-590.

[3] Feng W, Zhang Y Q, Lai Z R, et al. Soil bacterial and eukaryotic co-occurrence networks across a desert climate gradient in northern China[J]. Land Degradation and Development, 2021, 32(5): 1938-1950.

[4] 丁钰珮, 杜宇佳, 高广磊, 等. 呼伦贝尔沙地樟子松人工林土壤细菌群落结构与功能预测[J]. 生态学报, 2021, 41(10): 4131-4139. [Ding Yupei, Du Yujia, Gao Guanglei, et al. Soil bacterial community structure and functional prediction of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in the Hulun Buir Sandy Land[J]. Acta

Ecologica Sinica, 2021, 41(10): 4131-4139.]

[5] Konopka A, Lindemann S, Fredrickson J. Dynamics in microbial communities: Unraveling mechanisms to identify principles[J]. The ISME Journal, 2015, 9(7): 1488-1495.

[6] Zhang C, Jiao S, Shu D, et al. Inter-phylum negative interactions affect soil bacterial community dynamics and functions during soybean development under long-term nitrogen fertilization[J]. Stress Biology, 2021, 1(15): 4-13.

[7] Karimi B, Dequiedt S, Terrat S, et al. Biogeography of soil bacterial networks along a gradient of cropping Intensity[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 3812.

[8] Deng Y, Jiang Y H, Yang Y F, et al. Molecular ecological network analyses[J]. BMC Bioinformatics, 2012, 13(1): 113.

[9] Ma B, Wang H Z, Dsouza M, et al. Geographic patterns of co-occurrence network topological features for soil microbiota at continental scale in eastern China[J]. The ISME Journal, 2016, 10(8): 1891-1901.

[10] 李前, 李忠武, 聂小东, 等. 水土流失防治措施对马尾松林土壤微生物群落分子生态网络的影响[J]. 土壤学报, 2022, 59(3): 819-832. [Li Qian, Li Zhongwu, Nie Xiaodong, et al. Effects of prevention and control measures of soil erosion on molecular ecological network of soil microbial community in *Pinus massoniana* plantation[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(3): 819-832.]

[11] 任悦, 高广磊, 丁国栋, 等. 沙地樟子松人工林叶片-枯落物-土壤氮磷化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2019, 30(3): 743-750. [Ren Yue, Gao Guanglei, Ding Guodong, et al. Stoichiometric characteristics of nitrogen and phosphorus in leaf-litter-soil system of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(3): 743-750.]

[12] 杜宇佳, 高广磊, 陈丽华, 等. 呼伦贝尔沙区土壤细菌群落结构与功能预测[J]. 中国环境科学, 2019, 39(11): 4840-4848. [Du Yujia, Gao Guanglei, Chen Lihua, et al. Soil bacteria community structure and function prediction in the Hulun Buir Sandy Area[J]. China Environmental Science, 2019, 39(11): 4840-4848.]

[13] 曹红雨, 高广磊, 丁国栋, 等. 呼伦贝尔沙区4种生境土壤真菌群落结构和多样性[J]. 林业科学, 2019, 55(8): 118-127. [Cao Hongyu, Gao Guanglei, Ding Guodong, et al. Community structure and diversity of soil fungi in four habitats in Hulun Buir Sandy Land[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2019, 55(8): 118-127.]

[14] Edgar R C. UPARSE: Highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads[J]. Nature Methods, 2013, 10(10): 996- 998.

[15] Bastian M, Heymann S, Jacomy M. Gephi: An open source software for exploring and manipulating networks[Z]. Proceedings of the International AAAI Conference on Weblogs and Social Media, ICWSM San Jose, California, USA, 2009, 3(1): 361-362.

[16] Deng Y, Jiang Y H, Yang Y, et al. Molecular ecological network analyses[J]. Bmc Bioinformatics, 2012, 13(1): 113.

[17] 石文莉, 蒋如东, 马天海, 等. 太湖不同营养水平湖区沉积环境微生物分子生态网络特征及其环境响应分析[J]. 南京大学学报(自然科学), 2018, 54(5): 1045-1056. [Shi Wenli, Jiang Rudong, Ma Tianhai, et al. Molecular ecological network analysis of sedimental microbial community and its response to environmental factors in different trophic status areas of Taihu Lake[J]. Journal of Nanjing University(Natural Science), 2018, 54(5): 1045-1056.]

[18] 李冰, 李玉双, 魏建兵, 等. 不同土地利用方式对土壤细菌分子生态网络的影响[J]. 环境科学, 2020, 41(3): 1456-1465. [Li Bing, Li Yushuang, Wei Jianbing, et al. Effects of different land use typess on the molecular ecological network of soil bacteria[J]. Environmental Science, 2020, 41(3): 1456-1465.]

[19] 赵辉, 周运超, 任启飞. 不同林龄马尾松人工林土壤微生物群落结构和功能多样性演变[J]. 土壤学报, 2020, 57(1): 227-238. [Zhao Hui, Zhou Yunchao, Ren Qifei. Evolution of soil microbial community structure and functional diversity in *Pinus massoniana* plantations with age of stand[J]. Acta Pedologica Sinica, 2020, 57 (1): 227-238.]

[20] Xiong C, Zhu Y G, Wang J T, et al. Host selection shapes crop microbiome assembly and network complexity[J]. The New Phytologist, 2020, 229(2): 1091-1104.

[21] Zhang L, Zhou J C , George T, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi conducting the hyphosphere bacterial orchestra[J]. Trends in Plant Science, 2021, 27(4): 402-411.

[22] Xue L, Ren H D, Brodribb T J, et al. Long term effects of management practice intensification on soil microbial community structure and co-occurrence network in a non-timber plantation[J]. Forest Ecology and Management, 2020, 459: 117805.

[23] 杜雄峰, 厉舒祯, 冯凯, 等. 农牧交错带草地土壤剖面微生物总量、多样性和互作网络的垂直分布特征[J]. 微生物学通报, 2020, 47(9): 2789-2806. [Du Xiongfeng, Li Shuzhen, Feng Kai, et al. Vertical distribution features of microbial quantity, diversity and interactions along soil profiles in an agropasture grassland[J]. Microbiology China, 2020, 47(9): 2789-2806.]

[24] 张鹏, 李颖, 王业林, 等. 短脚锦鸡儿灌丛对植物群落和土壤微生物群落的促进效应研究[J]. 干旱区研究, 2021, 38(2): 421-428. [Zhang Peng, Li Ying, Wang Yelin, et al. The positive effect of *Caragana breviflora* shrubs on plant communities and soil microbial communities in the Inner Mongolia desert region[J]. Arid Zone Research, 2021, 38(2): 421-428.]

[25] Ma L, Zhang J B, Li Z Q, et al. Long-term phosphorus deficiency decreased bacterial-fungal network complexity and efficiency across three soil types in China as revealed by network analysis[J]. Applied Soil Ecology, 2020, 148: 103506.

[26] 程萌, 马俊杰, 刘丹, 等. CO_2封存泄漏的稻田土壤细菌监测指标筛选研究[J]. 环境科学学报, 2021, 41(6): 2390-2401. [Cheng Meng, Ma Junjie, Liu Dan, et al. Screening of bacteria monitoring indicators in paddy soil under sealed CO_2 leakage[J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2021, 41(6): 2390-2401.]

[27] 杨虎, 马巧容, 杨君珑, 等. 宁夏南部生态移民迁出区不同恢复模式土壤微生物群落特征[J]. 应用生态学报, 2022, 33(1): 219-

228. [Yang Hu, Ma Qiaorong, Yang Junlong, et al. Characteristics of soil microbial communities in different restoration models in the ecological immigrants' emigration area in southern Ningxia, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(1): 219–228.]

[28] Mizuno C M, Francisco R V, Rohit G, et al. Genomes of planktonic Acidimicrobiales: Widening horizons for marine Actinobacteria by metagenomics[J]. mBio, 2015, 6(1). DOI:10.1128/mBio.02083-14.

[29] Cao J X. Plantations of *Cinnamomum camphora* (Linn.) presl with distinct soil bacterial communities mitigate soil acidity within polluted locations in Southwest China[J]. Forests, 2021, 12(6): 657.

[30] Jie Y C, Wu S L, Xue S, et al. Seasonal nutrient cycling and enrichment of nutrient-related soil microbes aid in the adaptation of Ramie (*Boehmeria nivea* L.) to nutrient- deficient conditions[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 644904.

[31] Stevenson A, Hallsworth J E. Water and temperature relations of soil Actinobacteria[J]. Environmental Microbiology Reports, 2014, 6(6): 744–755.

[32] 康宝天, 侯扶江, BOWATTE S. 祁连山高寒草甸和荒漠草原土壤细菌群落的结构特征[J]. 草业科学, 2020, 37(1): 10–19. [Kang Baotian, Hou Fujiang, BOWATTE S. Characterization of soil bacterial communities in alpine and desert grasslands in the Qilian Mountain range[J]. Pratacultural Science, 2020, 37(1): 10–19.]

[33] 王泽铭, 李传虹, 马巧丽, 等. 湿度盐度pH协同驱动锡林河景观疣微菌群空间异质性[J]. 微生物学报, 2021, 61(6): 1728–1742. [Wang Zeming, Li Chuanhong, Ma Qiaoli, et al. Moisture salinity and pH co-driving spatial heterogeneity of verrucomicrobial populations in Xilin River landscape[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2021, 61(6): 1728–1742.]

[34] 梁新波, 张晨, 张冠初, 等. 花生根际微生物群落结构对干旱和盐胁迫的响应[J]. 花生学报, 2021, 50(1): 33–40. [Liang Xinbo, Zhang Chen, Zhang Guanchu, et al. Response of peanut rhizosphere bacterial community structure to salt and drought stress[J]. Journal of Peanut Science, 2021, 50(1): 33–40.]

[35] Li B B, Roley S S, Duncan D S, et al. Long-term excess nitrogen fertilizer increases sensitivity of soil microbial community to seasonal change revealed by ecological network and metagenome analyses[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 160: 108349.

[36] Youssef Noha H, Farag Ibrahim F, Rinke Christian, et al. In silico analysis of the metabolic potential and niche specialization of candidate phylum "Latescibacteria" (WS3)[J]. PloS One, 2015, 10(6): e0127499.

[37] Cao H Y, Du Y J, Gao G L, et al. Afforestation of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* remodelled soil bacterial community and potential metabolic function in the Horqin Desert[J]. Global Ecology and Conservation, 2021, DOI: 10.1016/J.GECCO.2021.E01716.

[38] Chakraborty P, Tribedi P. Functional diversity performs a key role in the isolation of nitrogen-fixing and phosphate-solubilizing bacteria from soil[J]. Folia Microbiologica, 2019, 64(3): 461–470.

[39] Wang J Y , Ren C J , Feng X X , et al. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition due to shifts in soil extracellular enzymes after afforestation[J]. Geoderma, 2020, 374: 114426.

[40] 吴宪, 胡菏, 王蕊, 等. 化肥减量和有机替代对潮土微生物群落分子生态网络的影响[J]. 土壤学报, 2022, 59(2): 545–556. [Wu Xian, Hu He, Wang Rui, et al. Effects of reduction of chemical fertilizer and substitution coupled with organic manure on the molecular ecological network of microbial communities in fluvo- aquic soil[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(2): 545–556.]

[41] 邢鏻木, 李强, 高原千惠, 等. 不同供磷水平对紫花苜蓿根际微生物功能多样性的影响[J]. 干旱区研究, 2022, 39(5): 1496–1503. [Xing Linmu, Li Qiang, Gao Yuanqianhui, et al. Effect of different phosphorus supply levels on rhizosphere microbial functional diversity of Medicago sativa[J]. Arid Zone Research, 2022, 39(5): 1496–1503.]

[42] 朱瑞芬, 刘杰淋, 王建丽, 等. 基于分子生态学网络分析松嫩退化草地土壤微生物群落对施氮的响应[J]. 中国农业科学, 2020, 53(13): 2637–2646. [Zhu Ruifen, Liu Jielin, Wang Jianli, et al. Molecular ecological network analyses revealing the effects of nitrogen application on soil microbial community in the Degraded Grasslands[J]. Scientia Acricultura Sinica, 2020, 53(13): 2637–2646.]

[43] 林雅超, 高广磊, 丁国栋, 等. 沙地樟子松人工林土壤理化性质与微生物生物量的动态变化[J]. 生态学杂志, 2020, 39(5): 1445–1454. [Lin Yachao, Gao Guanglei, Ding Guodong, et al. Dynamics of soil physicochemical properties and microbial biomass in a *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(5): 1445–1454.]

[44] 韩翠, 康扬眉, 余海龙, 等. 荒漠草原凋落物分解过程中降水量对土壤酶活性的影响[J]. 生态环境学报, 2022, 31(9): 1802–1812. [Han Cui, Kang Yangmei, Yu Hailong, et al. Effects of precipitation on soil enzyme activities during litter decomposition in a desert steppe of northwestern China[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2022, 31(9): 1802–1812.]

[45] 于德良, 雷泽勇, 赵国军, 等. 土壤酶活性对沙地樟子松人工林衰退的响应[J]. 环境化学, 2019, 38(1): 97–105. [Yu Deliang, Lei Zeyong, Zhao Guojun, et al. Response of soil enzyme activity to the decline of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations on sand land [J]. Environmental Chemistry, 2019, 38(1): 97–105.]

[46] 王学林, 高广磊, 丁国栋, 等. 沙地樟子松人工林土壤酶活性研究[J]. 干旱区资源与环境, 2021, 35(1): 114–120. [Wang Xuelin, Gao Guanglei, Ding Guodong, et al. Characteristics of soil enzyme activities of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2021, 35(1): 114–120.]

Soil bacterial networks in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations of the Hulunbuir Desert

ZHANG Songan[1], LIU Xuan[1], ZHAO Peishan[1], GAO Guanglei[1,2,3], ZHANG Ying[1,3], DING Guodong[1,2,3], LIU Ye[1], REN Yue[1]

(1. School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Engineering Research Center of Forestry Ecological Engineering, Ministry of Education, Beijing 100083, China; 2. Yanchi Ecology Research Station of the Mu Us Desert, Yanchi 751500, Ningxia, China; 3. Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on Soil and Water Conservation, Beijing 100083, China)

Abstract: To elucidate soil bacterial network interactions within *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in the Hulunbuir Desert. *P. sylvestris* plantations representing three different age groups (25 a, 34 a, and 43 a) and two soil layers (0−10 and 10−20 cm) were selected to assess their soil bacterial networks using molecular ecological network analysis and data from a referenced grassland. The numbers of network edges increased, the average path length reduced from 25 a to 43 a. While the number of network edges reduced and the average path length increased with soil layers from 0−10 cm to 10−20 cm. Compared with the grassland, the *P. sylvestris* plantations had a lower network edge, and the soil bacterial network was less complicated. The soil bacteria were found to belong to the Acidimicrobiales, *RB41*, and MB-A2−108 in the 25 a plantation, Gaiellales in the 34 a plantation, and Gaiellales, *RB41*, Subgroup_7, Subgroup_6, and DA101_soil_group in the 43 a plantation, Latescibacteria in the grassland. The soil bacterial network was significantly positively correlated with ammonia nitrogen, total nitrogen, microbial carbon content, and urease activities and significantly negatively correlated with invertase and catalase activities, soil water content and available phosphorus ($P < 0.05$). The soil organic matter had both positive and negative effects ($P < 0.05$). The soil bacterial network complexity and compactness increased from 25 a to 43 a. The opposite was found for the soil layers from 0−10 cm to 10−20 cm. Compared with the grassland, the soil bacterial network of the *P. sylvestris* plantation was less complicated. The keystone soil bacteria species were different among the three stand ages, and were greatest in stand 43 a. There were more keystone species in the plantation than the grassland. Soil physicochemical properties and enzymatic activity derived the soil bacterial network, and soil organic matter was the major influencing factor. This improved information contributed to a deep understanding of the soil bacterial community and provided a scientific and technological basis for the sustainable management of *P. sylvestris* plantations in the Hulunbuir Desert.

Keywords: soil microbes; molecular ecological network; stand age; soil depth; *Pinus sylvestris* var. *mongolica*; the Hulunbuir Desert